

Title	タイムスケールの違いが個体群動態に及ぼす影響(新しい生物数学の研究交流プロジェクト)
Author(s)	吉川, 満; 松岡, 功; 登坂, 千尋
Citation	数理解析研究所講究録 (2007), 1556: 159-173
Issue Date	2007-05
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2433/80997">http://hdl.handle.net/2433/80997</a>
Right	
Type	Departmental Bulletin Paper
Textversion	publisher

## タイムスケールの違いが個体群動態に及ぼす影響<sup>1</sup>

Population Dynamics with the Different Time Scale

\* 吉川満・\*\* 松岡功・\*\*\* 登坂千尋

\* 関西学院大学大学院経済学研究科理論経済学専攻 \*\* 広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻  
\*\*\* 早稲田大学大学院理工学研究科数理科学専攻

\*Mitsuru KIKKAWA, \*\*Tutomu MATSUOKA, and \*\*\*Chihiro NOBORISAKA

\* Department of Economics, Graduate School of Economics,  
Kwansei Gakuin University, Nishinomiya 662-8501 JAPAN  
mitsurukikkawa@hotmail.co.jp

\*\* Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science,  
Hiroshima University, Higashi-hiroshima 739-8526 JAPAN

\*\*\* Department of Mathematical Sciences, Graduate School of Mathematical Sciences,  
Waseda University, Tokyo 169-8555 JAPAN

This paper examines the effect of the "search process", "density-dependence" reviewing the Nicholson-Bailey prey-predator model. This paper considers the difference between the Nicholson-Bailey model and the familiar Lotka-Volterra model.

This paper examines the effect of the different time scale in Nicholson-Bailey Model. The original model is unstable for all parameter values. This paper shows that coexistence steady state can be stable with the different time scale in our model. This paper examines "indirect effect" using the three species model, Cascading form, under the press perturbation.

It is known to "Slaving Principle", slow variable controls fast variable. This paper examines the difference of it is realized or not.

## 1 はじめに

現実を考えると、捕食者が一度再生産する間に、被食者が複数回再生産を行っている。つまり捕食者と被食者でのタイムスケールは異なっており、一般には捕食者の方が遅いタイムスケールである。しかしモデルを作る際には、捕食者のタイムスケールと被食者のタイムスケールの最小倍数を取る。よって 2 つの種のタイムスケールが 5 年と 17 年であると、ひとつのステップを進む際に、85 年という途方もない年数となっており、現実を表しているとは言いがたい。ではこの最小公倍数という時間、ステップという概念を使わず、実際の時間を入れることを考えた。すると個体数に与える影響はどのようなのであろうか。

今まで現実に近い数値モデルでは連続時間体系ではなく、離散時間体系で考えてきた。離散時間体系では 1 年のある決まった季節に産卵し、1 年ごとに世代が移り変わっていくような昆虫や、1 年生植物 (annual plants) などの場合にふさわしい。しかし 1 年より短い時間を考えることは意味がない。だからといって、連続時間体系で考えるといくらでも小さく時間をとることができるので、最小公倍数をとることができる。このようにタイムスケールを導入することは、離散と連続時間モデルの間を埋めることができる。世代数  $n = 1$  のときは、離散時間モデルと同じとなり、その時間を十分小さく取ると、連続時間モデルとなる。つまり我々は現実の時間を入れ、変化していないときが存在するという考慮を入れた。

具体的には被食者-捕食者(宿主-寄生者)モデルとして、よく使われる Nicholson-Bailey [16] モデルを使うことによって、タイムスケールの違いが個体数にどのような影響を与えるのかを考えた。このモデルは確率を入れ、その個体数の期待値を考えている。よって Lotka-Volterra 系では、「生まれる個体数 - 死亡する個体数」を考えたいが、それとは異なる。このモデルは個体数を 1 階微分しても負とならず、共存平衡点が局所不安定になりやすい。その反面探索過程を確率過程として捉えているので、Lotka-Volterra よりも現実をうまく記述しやすいためによく用いられている。

そこでこれを用いた研究として、共存平衡点が局所安定になるように、Nicholson-Bailey モデルの機能

<sup>1</sup>本論文は「新しい生物数学の研究交流プロジェクト 2006」内で企画された数値モデリングコンテストで発表した内容を参加者、特別講師の方々からのコメントを活かし、大幅に拡張し、書き直したものである。特に本論文は特別講師の中島久男先生、瀬野裕美先生の講義内容を意識して書かれている。ただし本論文にあるすべての誤りは筆者らの責任である。またこのような研究会を通じて、筆者らは大いに刺激を受けた。改めてこの研究会を企画した瀬野裕美先生、齋藤保久先生に感謝する。

的反応 (functional response), ここでは探索過程を変更させ, より現実に近づける研究 [4] と基本モデルに密度効果などを付け加え, より現実に近づける研究の2つの方向性がある [1].

本稿ではまず Nicholson-Bailey モデルをレビューし, このモデルをより詳しく理解し, その違いを考え, そこからその効果を考える. さらにタイムスケールを導入し, その影響, さらに3種系にし, タイムスケールが間接効果に与える効果を考える.

またこのような異なったタイムスケールの研究は, Haken の「隷属原理 (slaving principle)」としてよく知られている. これは遅い変数のみに着目すればよいというものである. つまり速い変数は無視しても構わない. 本稿では通常の研究手法 (例えば, 吉川 [11]) とは異なる方法で行われているので, 隷属原理が成立する場合と, しない場合がある. なぜこのようなことが起きるのかを考える.

本論文は次のように構成されている. 第2節では, Nicholson-Bailey モデルを取り上げ, 探索過程を変更する研究, さらに密度効果を付け加える研究を取り上げる. 第3節では, 2節で取り上げたモデルに, タイムスケールを導入する. そこでタイムスケールが個体群動態に与える影響を考える. 第4節では, 3種系にし, タイムスケールが間接効果に与える影響を考える. 第5節では, 結論を述べる.

## 2 2種系のモデル

### 2.1 基本モデル

ここでは離散時間の枠組みで, 被食者と捕食者という2種のモデルを考え, Nicholson-Bailey [16], 巖佐 [10] のモデルを使用する. 元来このモデルは宿主-寄生者モデルとして使われる. 典型的な例としては, 寄生蜂などの雌が, 他の昆虫などを宿主 (host) として見つけて産卵する場合が挙げられる. 生まれてきた卵は孵化して幼虫・さなぎ期を宿主の体内で過ごした後, 羽化して出てくる. 宿主を必ず殺す点は捕食者と似ているので, 寄生虫や病原体と区別して捕食寄生者 (parasitoid) とも呼ばれる. よってこの Nicholson-Bailey モデルを被食者 (prey)-捕食者 (predator) モデルとして使用する. よって餌である被食者の個体数が豊富であれば, 十分な栄養資源を得て捕食者の増殖が促進され, 捕食者の個体数が増大するが, それとともに捕食されて犠牲になる被食者の数も増してその個体数が減少してくる. その減少による影響が今度は捕食者の方にマイナスの効果になってはなかなる.

$X_t$  を  $t$  世代目における被食者の数  $Y_t$  を捕食者の数として, 次のモデル (モデル A) を考える (Nicholson and Bailey [16], 巖佐 [10]).

$$X_{t+1} = f X_t \exp[-a Y_t] \quad (2.1a)$$

$$Y_{t+1} = \varepsilon X_t (1 - \exp[-a Y_t]) \quad (2.1b)$$

ただし  $f$  は定数であり, 被食者の個体数の増加率を表す. それぞれの被食者が捕食者に見つけれない確率が  $\exp[-a Y_t]$  である. 捕食者がランダムに被食者を発見するとすれば, 1つの捕食者が発見される回数が, 被食者の数に比例した平均値  $a Y_t$  の Poisson 分布をする. ここで  $a$  は定数である. また  $\varepsilon$  は捕食者の個体数の増加率を表す.

(2.1) 式の平衡状態は世代が代わっても変化しないという条件  $X_{t+1} = X_t = X^*$ ,  $Y_{t+1} = Y_t = Y^*$  から絶滅するか, それとも共存するのかという, 最大2つの平衡点が存在する. つまり  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{++} = \left( \frac{f \log f}{a \varepsilon (f-1)}, \frac{\log f}{a} \right)$  である.

次に  $E_{++}$  の安定性を考える. 安定性は  $f > 1$  のとき, この固有値は共役複素数の対であって, 絶対値が1を超える. このことから系の共存平衡点からわずかでもずれると系は振動し始め, 振幅は次第に大きくなり, 元の点から離れていくことが分かり, 共存平衡点は局所不安定である. 時間が経つと, 被食者  $X$  が絶滅することによって, 捕食者  $Y$  自身も絶滅する<sup>2</sup>.

<sup>2</sup>連続時間の Lotka-Volterra 型の被食者-捕食者モデルでは次のようになる.

$$\frac{dX}{dt} = (\varepsilon_X - b_{XY}Y)X, \quad \frac{dY}{dt} = (-\varepsilon_Y + b_{YX}X)Y$$

モデル	捕食者の関数 $X_{t+1} = X_t f(Y_t, X_t)$	特徴	論文
A	$X_{t+1} = X_t \exp(-aY_t)$	ランダムサーチ; 探索効率: 一定	Nicholson and Bailey [16]
B	$X_{t+1} = X_t \exp\left(-\frac{a'T_t Y_t}{1 + a'T_h X_t}\right)$	ランダムサーチ; 探索効率: 被食者に依存	Holling [9], Royama [18], Rogers [17]
C	$X_{t+1} = X_t \exp(-QY_t^{1-m})$	ランダムサーチ; 探索効率: 捕食者に依存	Hassell and Varley [6]
B/C	$X_{t+1} = X_t \exp\left(-\frac{a'T_t cY_t^{1-m}}{1 + a'T_h X_t}\right)$	ランダムサーチ; 探索効率: 被食者, 捕食者に依存	Hassell and Rogers [5]
D	$X_{t+1} = X_t \sum_{i=1}^n [\alpha_i \exp(-a\beta_i Y_t)]$	非ランダムサーチ; 探索効率: 一定	Hassell and May [4]
E	$X_{t+1} = X_t \sum_{i=1}^n [\alpha_i \exp(-Q(\beta_i Y_t)^{1-m})]$	非ランダムサーチ; 探索効率: 捕食者に依存	Hassell and May [4]
F	$X_{t+1} = fX_t \left(1 + \frac{aY_t}{k}\right)^{-k}$	ランダムサーチ; 探索効率: 負の2項分布	May [15]

表 1: 各研究と捕食者の関数との関係

## 2.2 探索過程の変更

基本モデルの Nicholson-Bailey モデルでは共存平衡点が局所不安定となった。しかし現実世界は捕食者、被食者が共存平衡状態が安定となっている場合が多数見受けられる。そこでこの基本モデルを変更させることによって、安定な共存平衡点の導出を行う。特にこの節では機能的反応、ここでは探索過程の変更を行う。基本モデルでは、捕食者 1 個体が被食者を発見するという探索過程は Poisson 分布すると仮定していた。これら探索過程に変更を行う一連の研究は Hassell and May [4] を参考にし、次の表 1 のようにまとめることができる<sup>3</sup>。

特にここでは探索過程は負の 2 項分布に従う May [15](モデル F) を取り上げ、探索過程が安定性に重要な効果を与えるということを考える。

基本モデル (2.1) 式において被食者 1 個体が捕食者に発見される回数は Poisson 分布すると仮定されていたが、これは現実的ではない。むしろよく見つかる被食者は多数回にわたって攻撃される一方で、1 度も攻撃を受けないものも多数いるというように、捕食者に発見される回数が集中分布するのが一般的である。このことは被食者の見つかりやすさが場所ごとに大きく変異していることが挙げられる。また 1 度発見された被食者は他の捕食者からも見つかりやすいことも考えられている。この傾向を表すために、May [15] では被食者が発見される回数が負の 2 項分布に従うと仮定し、次の方程式系を考えた。

$$X_{t+1} = fX_t \left(1 + \frac{aY_t}{k}\right)^{-k} \quad (2.2a)$$

$$Y_{t+1} = X_t \left\{1 - \left(1 + \frac{aY_t}{k}\right)^{-k}\right\} \quad (2.2b)$$

ここで  $\left(1 + \frac{aY_t}{k}\right)^{-k}$  は、被食者が捕食者から逃れる確率であるが、集中度指数が定数  $\frac{1}{k}$  であり、平均が捕食者数に比例して  $aY_t$  という負の 2 項分布のゼロ項に対応している。集中度が小さい  $\frac{1}{k} \rightarrow 0$  の極限におい

ただし  $X$  は被食者密度、 $Y$  は捕食者密度、 $\varepsilon_i$ ,  $a_{ii}$ ,  $b_{ij}$  などとはすべて非負の定数である。このとき各個体密度は、共存平衡状態にあるか、または周期的に振動するかである。詳細は寺本 [19] を参照。

<sup>3</sup>それぞれの探索過程は Nicholson-Bailey モデル (A) を変更することによって導出することができる。また Lotka-Volterra 型モデルでもこのような一連の研究が存在する。寺本 [19] では種内競争、捕食率の飽和効果を導入し、共存平衡点の安定性を考察している。

て、(2.2) 式は基本モデル (2.1) となる。(2.2) 式において捕食者が被食者を発見する回数は攻撃する捕食者の密度が低いときには Poisson 分布に等しいが、密度が高くなると捕食者による攻撃のほとんどが一部の捕食者に集中するので攻撃に無駄が多くなることを表している。このため捕食者密度の増加が抑えられるとともに、一部の被食者が助かって次世代が残せる。

(2.2) 式の平衡点は絶滅するか、それとも共存するのかという、最大2つの平衡点が存在する。つまり  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{++} = \left( \frac{k(f^{-k} - 1)}{a(1 - f^{2k})}, \frac{k(f^{-k} - 1)}{a} \right)$  である。その共存平衡点の安定性は、集中度指数が十分大きければ ( $k < 1$ ), 平衡点は局所安定になる。逆に  $k > 1$  であると、固有値の積が1よりも大きくなるので、平衡点は局所不安定である。

### 2.3 密度効果の追加

今までは基本モデルに機能的反応、探索過程を変更することによって、共存平衡点の安定性を導出していたが、この節では新たに何らかの効果を付け加えることによって、共存平衡点の安定性を導出を行う<sup>4</sup>。被食者の個体群が捕食者以外にも自分の餌である植物の不足などによって密度調整されることが考えられる。これは (2.1a) 式の  $f$  が  $f \exp[-bX_t]$  という形で密度とともに減少することによって表される。この密度効果を新たに付け加える研究の代表的なものは、Beddington *et al.* [1] である。Beddington *et al.* [1] ではパラメータの値によって、周期解やカオスになることを調べている (図1 参照)。また Kon and Takeuchi [12] ではこのモデルに新しい被食者の侵入可能性について考えた。3種系のモデルの安定性を考察している。具体的には先ほどの (2.1) に被食者に密度効果を入れた次のモデルを考える。

$$X_{t+1} = fX_t \exp[-bX_t] \exp[-aY_t] \quad (2.3a)$$

$$Y_{t+1} = \varepsilon(1 - \exp[-aY_t])X_t \quad (2.3b)$$

ただし  $\exp[-bX_t]$  は密度効果を表し、 $b$  は正の定数とする。

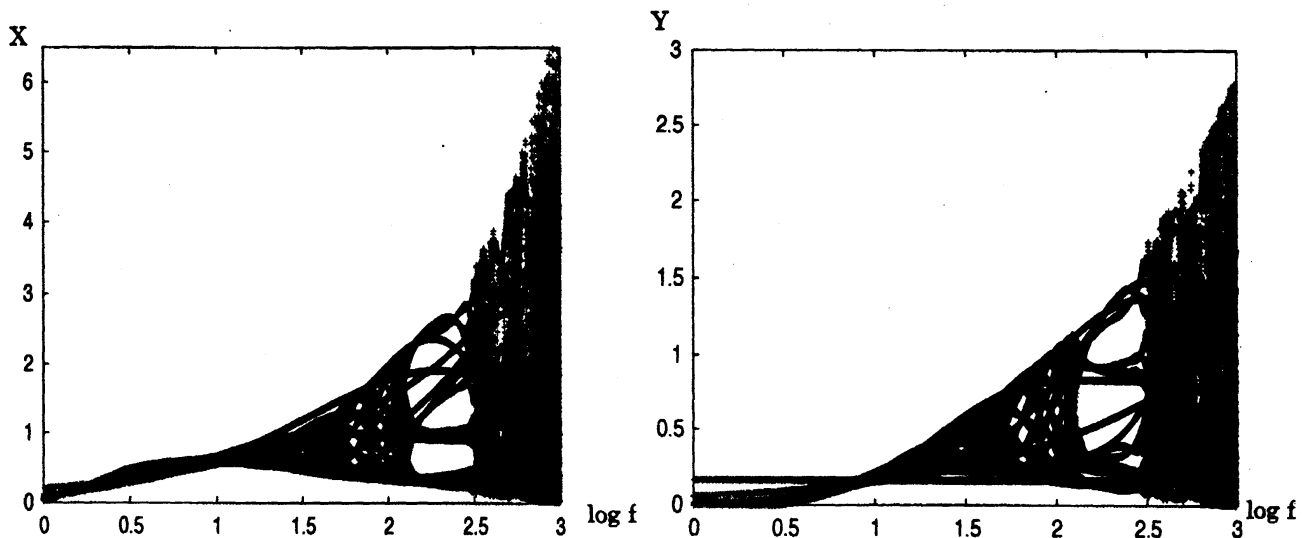


図1: 左: 被食者 ( $X$ ), 右: 捕食者 ( $Y$ ) の増殖率とその個体密度の関係

このモデルの平衡点は次の最大3つ存在する。  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{+0} = \left( \frac{\log f}{b}, 0 \right)$ ,  $E_{++} = (X_2^*, Y_2^*)$  ただし共存平衡点  $E_{++} = (X_2^*, Y_2^*)$  のそれぞれは容易には導出できない。さらには  $X, Y \geq 0$  であるパラメータの値によっては存在しない平衡点が存在する。これらの平衡点が存在する範囲を考える。また仮に  $E_{+0}$  は

<sup>4</sup>ただしこの研究は探索過程を変更する研究とは関連がない。

$f, b$  の取り方によっては,  $\infty$  となる可能性がある. 実際  $X_t \rightarrow \infty, Y_t = 0$  とすると, (2.3a) 式より  $X_{t+1} \rightarrow \infty \cdot 0$  となり, 矛盾が生じる. よって  $X$  の値は有界である. まず絶滅平衡点  $E_{00}$  は常に存在する.  $E_{+0}$  が存在するための必要十分条件は  $\log f > 0$  である.  $E_{++}$  が存在するための必要十分条件は  $\frac{\log f}{b} > \frac{1}{a\varepsilon}$  である. またこの平衡点の安定性の詳細は付録を参照のこと.

次に我々は捕食者が被食者を捕まえる際に, 捕食者同士が干渉し合うことによって被食者への探索の効率が落ちるということを考える. すると次のような式となる.

$$X_{t+1} = fX_t \exp[-aY_t] \quad (2.4a)$$

$$Y_{t+1} = \varepsilon X_t (1 - \exp[-aY_t]) \exp[-bY_t] \quad (2.4b)$$

ただし  $\exp[-bY_t]$  は密度効果を表し,  $b$  は正の定数とする. このときの平衡点は,  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{++} = \left( \frac{\log f}{a\varepsilon(1-f^{-1})f^{-\frac{b}{a}}}, \frac{\log f}{a} \right)$  の2つ存在し, 共存平衡点が局所安定となる場合が存在する. (2.4) の動態は図2ようになる.

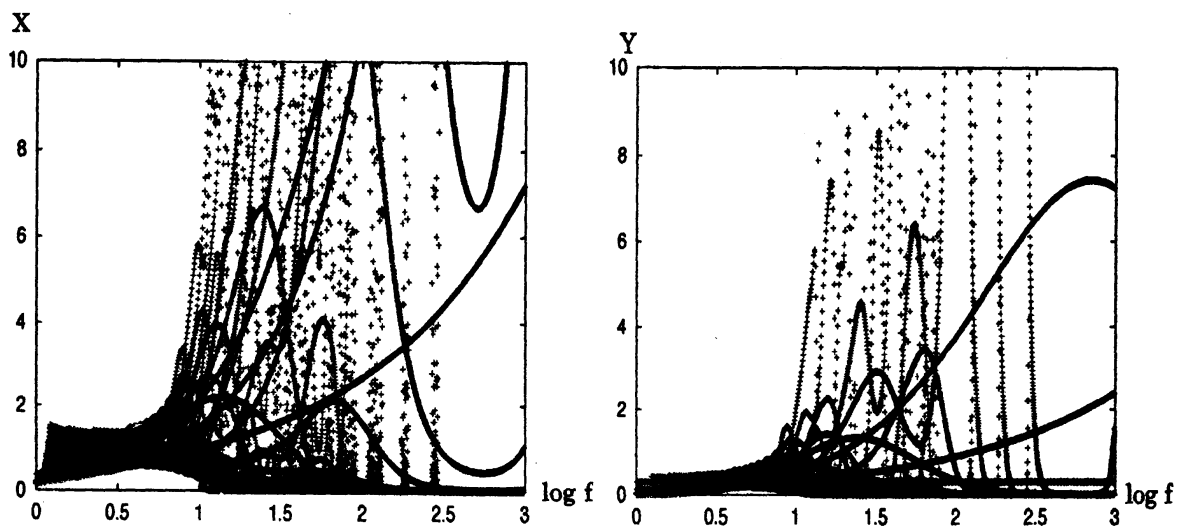


図2: 左: 被食者 ( $X$ ), 右: 捕食者 ( $Y$ ) の増殖率とその個体密度の関係

図1と図2を見比べると, パラメーターの値による変動が大きい. よって捕食者に密度効果を入れた場合の方が, より不安定となると分かる. つまり被食者間の餌不足による影響 (2.3) よりも, 捕食者の競争の激化 (2.4) の方が個体数に与える影響が大きい. このことからシステムにより大きな影響を与えるのは, 被食者  $X$  よりも, 捕食者  $Y$  によるものであると推測することができる.

### 3 タイムスケールの導入

以上までが基本モデルを修正することによって, 安定性を導出した. 次にタイムスケールを導入することによって, このタイムスケールの影響を考える. 具体的には被食者  $X$  は各ステップ毎に捕食者  $Y$  に発見され, 再生産している. 捕食者  $Y$  は,  $n$  ステップ後, 捕食に成功した個体数に比例して, 一度再生産を行う, とする. つまり被食者  $X$  は捕食者  $Y$  が1回再生産する間に,  $n$  回再生産を行っているとすると.

まず基本モデル (2.1) のモデルにタイムスケールを導入するとすると次のようになる。

$$X_{k+i+1} = f X_{k+i} \exp \left[ -\frac{a}{n} Y_{k+i} \right], \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-1) \quad (3.1a)$$

$$X_{k+n} = f^n X_k \exp[-a Y_{k+n}] \quad (3.1b)$$

$$Y_{k+i+1} = Y_{k+i}, \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-2) \quad (3.1c)$$

$$Y_{k+n} = \varepsilon \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l} \left( 1 - \exp \left[ -\frac{a}{n} Y_{k+l} \right] \right) \quad (3.1d)$$

今までと同様にしてこのときの平衡点は絶滅、共存の 2 つの平衡点が存在する  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{++} = \left( \frac{f \log f}{a\varepsilon(f-1)}, \frac{n \log f}{a} \right)$  となる。よって  $X^*$  は世代数  $n$  によらず,  $Y^*$  は  $n$  の関数となっている。  $f > 1$  のとき,  $Y^*$  は  $n$  の増加関数となっている。よって世代数が多い, 被食者と捕食者のタイムスケールの差が大きく, 被食者が再生産を何度も繰り返すとき, 捕食者  $Y$  の個体数は増加する。

次に安定性について考える。まずここでは被食者の  $n$  ステップ後の平衡点を考えるのではなく, 各ステップごとの安定性までを考慮に入れる。すると共存平衡点の Jacobi 行列は次のようになる。

$$J_{E_{++}} = \begin{pmatrix} A & B \\ C & D \end{pmatrix}.$$

ただし  $A, B, C$  および  $D$  は  $n$  次正方行列であり, それぞれ以下のとおりである。

$$A = \begin{pmatrix} f \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & f \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & f \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] \end{pmatrix}$$

$$B = \begin{pmatrix} -\frac{a}{n} X^* & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -\frac{a}{n} X^* & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & -\frac{a}{n} X^* \end{pmatrix}$$

$$C = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \varepsilon \left\{ 1 - \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] \right\} & \cdots & \cdots & \varepsilon \left\{ 1 - \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] \right\} \end{pmatrix}$$

$$D = \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & \cdots & 1 & 0 \\ \frac{a\varepsilon}{n} X^* \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] & \cdots & \cdots & \frac{a\varepsilon}{n} X^* \exp \left[ -\frac{a}{n} Y^* \right] \end{pmatrix}.$$

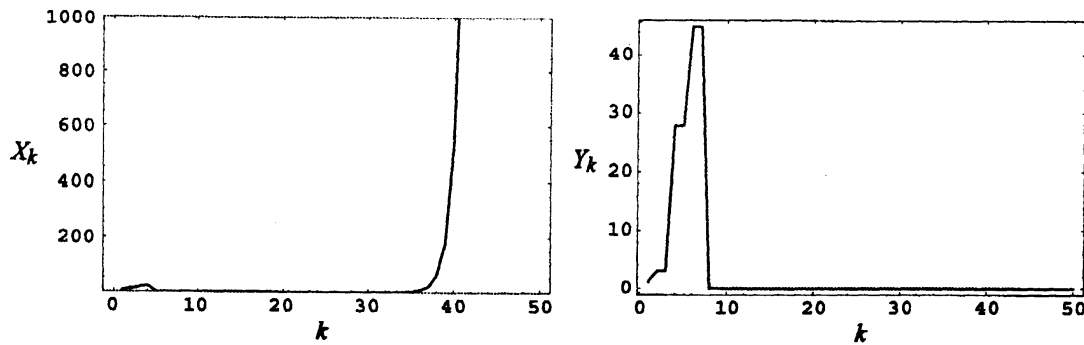


図 3: (3.1) における被食者および捕食者密度の時間変動.  $n = 2$ ,  $f = 3.0$ ,  $a = 0.5$ ,  $b = 0.5$ ,  $\varepsilon = 2.0$ .

この Jacobi 行列から得られる固有方程式は,

$$(1 - \lambda)^{2n-1} \left\{ \frac{\log f}{n(f-1)} - \lambda \right\} = 0$$

となる. この方程式から  $\log f > n(f-1)$  が, 共存平衡点が不安定であるための十分条件であることがわかる. よって期間中  $f > 1$ ,  $n$  は正のとき, 共存平衡点は常に安定であることが分かる.

次に  $n$  ステップ後の平衡点のみを考えると, この共存平衡点のはの Jacobi 行列は次のようになる.

$$J_{E_{++}} = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{f}{\varepsilon(f-1)} \log f \\ \varepsilon n \left(1 - \frac{1}{f}\right) & \frac{1}{f-1} \log f \end{pmatrix}$$

これは基本モデル (2.1) と比べると, 2 行 1 列目が世代数  $n$  の関数となっており異なる. よって共存平衡点は (2.1) と同様に,  $f > 1$  のとき, 局所不安定となる. また世代数  $n$  が大きければ大きいほど, 不安定性は強くなる. 以上から共存平衡点の安定性は  $n$  ステップ後のみを取り上げた時系列では不安定であるが, 期間中では安定となる.

以上のことから次のことが分かった.  $n$  は捕食者 1 世代あたりの被食者の世代数である. 世代数が増加することは, 被食者の繁殖回数が増加することを意味する. したがって被食者密度は世代数に依存すると考えられる. しかしながらこのモデルでは被食者密度は世代数に依存しない. 一方被食者の繁殖回数が増加することは, 捕食者にとって餌の増殖機会が増えることになる. 被食者の繁殖による増殖分は, 捕食によって捕食者密度増殖に寄与すると考えられる. その結果このモデルは被食者世代の変化が捕食者密度に影響を与えたものと捉えることができる. ただし被食者の世代数変化の影響が被食者自体には全くなく, 捕食者だけに現れることは特筆すべき結果であろう.

またこのモデルをタイムスケールの観点で見ると, 速い時間スケールと遅いスケールの変数が影響しあっている場合には, 物理学では「断熱近似」という手法がよく用いられる. つまり速い変数は遅い変数の瞬間瞬間での値に対して, 平衡条件に達してしまうとして, 速い変数を消去して, 遅い変数だけの方程式にしまう方法である. (Haken は「隷属化原理」と呼んでいる [3]). この場合は速い変数は遅い変数に対して「受身」でしか変化しない. この場合も速いタイムスケールの  $X^*$  は世代数に依存せず, 遅いタイムスケールの  $Y^*$  のみが世代数に依存しているので, この場合も「断熱消去」の手法が適用できると分かる.



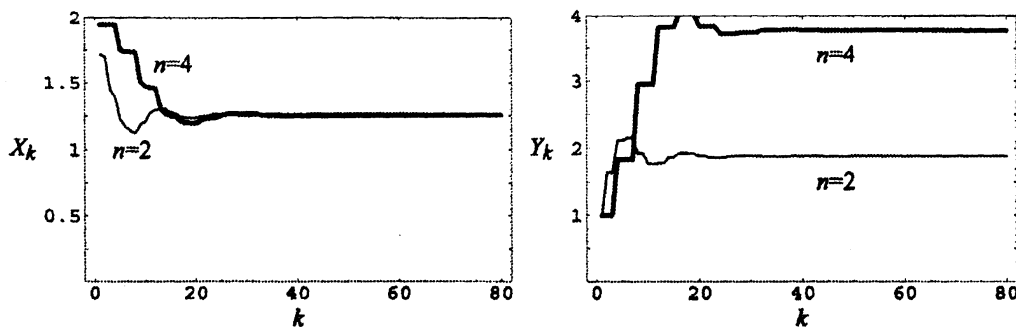


図 4: (3.2) における被食者および捕食者密度の時間変動.  $f = 3.0$ ,  $a = 0.5$ ,  $b = 0.5$ ,  $\varepsilon = 2.0$ .

次に (2.3) 式の Beddington *et al.* [1] モデルにタイムスケールを導入したモデルを考える.

$$X_{k+i+1} = f X_{k+i} \exp[-b X_{k+i}] \exp\left[-\frac{a}{n} Y_{k+i}\right], \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-1) \quad (3.2a)$$

$$X_{k+n} = f^n X_k \exp\left[-b \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l}\right] \exp[-a Y_{k+n}] \quad (3.2b)$$

$$Y_{k+i+1} = Y_{k+i}, \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-2) \quad (3.2c)$$

$$Y_{k+n} = \varepsilon \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l} \left(1 - \exp\left[-\frac{a}{n} Y_{k+l}\right]\right) \quad (3.2d)$$

この系には次の条件を満たす共存平衡点  $(X^*, Y^*)$  が存在する,

$$X^* = \frac{\log f - a Y^*/n}{b}, \quad X^* = \frac{Y^*}{\varepsilon n(1 - \exp[-a Y^*/n])}.$$

存在条件は,  $\log f/b > 1/a\varepsilon$  であり, モデル (2.3) の共存平衡点と一致する. (3.2) における密度の時間変動を図 4 に示した. やはり平衡状態の被食者密度は世代数によらず, 一定となる. また (2.4) 式に同様にタイムスケールを導入した場合も同様の結論を得る.

モデル (3.1), (3.2) では被食者の 1 世代あたりの増殖率が世代数に依存していない. これは被食者の繁殖力が繁殖までの準備期間の長さによらないことを意味する. しかしながら実際には成虫となり繁殖できるようになるまでより長くの時間を費やした個体の方が, より多く繁殖できることが知られている. そこで被食者 1 世代あたりの増殖率を  $f^{1/n}$  で与えたモデルを考える.

$$X_{k+i+1} = f^{1/n} X_{k+i} \exp\left[-\frac{a}{n} Y_{k+i}\right], \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-1) \quad (3.3a)$$

$$X_{k+n} = f X_k \exp[-a Y_{k+n}] \quad (3.3b)$$

$$Y_{k+i+1} = Y_{k+i}, \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-2) \quad (3.3c)$$

$$Y_{k+n} = \varepsilon \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l} \left(1 - \exp\left[-\frac{a}{n} Y_{k+l}\right]\right) \quad (3.3d)$$

このときの平衡点は絶滅, 共存の最大 2 つの平衡点が存在する  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{++} = \left(\frac{\log f}{a\varepsilon(1 - f^{-1/n})}, \frac{\log f}{a}\right)$  となる. よって  $Y^*$  は世代数によらず,  $X^*$  は  $n$  の関数となっており,  $n$  の減少関数となっている. よって世代数が多い, タイムスケールが早く, 繁殖できないとき, 被食者  $X$  の個体密度は減少する. これは今までは  $X^*$  のみ  $n$  の関数となっており,  $Y^*$  は  $n$  の関数とはならなかった. 次に安定性について考える.  $n$  ステップ後の共存平衡点の Jacobi 行列は次のようになる.

$$J_{E_{++}} = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{f^{1/n}}{\varepsilon(f^{1/n} - 1)} \log f \\ \varepsilon n \left(1 - \frac{1}{f^{1/n}}\right) & \frac{1}{f^{1/n} - 1} \log f \end{pmatrix}$$

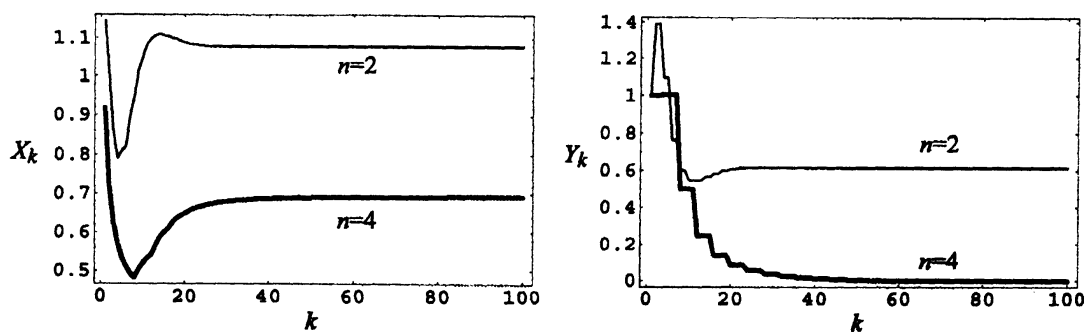


図 5: (3.4) における被食者および捕食者密度の時間変動.  $f = 4.0$ ,  $a = 0.5$ ,  $b = 0.5$ ,  $\varepsilon = 2.0$ .

この行列は (3.1) の Jacobi 行列に,  $f$  を  $f^{1/n}$  としたものである.  $\frac{\log f}{1 - f^{-1/n}} > n$  のとき, よって世代数が大きいとき共存平衡点は局所安定である. 以上から異なるタイムスケールの影響で共存平衡点が局所安定となる場合が存在すると分かった.

ではこの隷属原理は常に成り立っているのであろうか. タイムスケールを導入しても, 隷属原理が成り立たない場合が存在する. 次のような被食者の増殖率が世代数に依存し, (3.2) 式のように密度効果が存在する場合である.

$$X_{k+i+1} = f^{1/n} X_{k+i} \exp[-bX_{k+i}] \exp\left[-\frac{a}{n} Y_{k+i}\right], \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-1) \quad (3.4a)$$

$$X_{k+n} = f X_k \exp\left[-b \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l}\right] \exp[-aY_{k+n}] \quad (3.4b)$$

$$Y_{k+i+1} = Y_{k+i}, \quad (i = 0, 1, 2, \dots, n-2) \quad (3.4c)$$

$$Y_{k+n} = \varepsilon \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l} \left(1 - \exp\left[-\frac{a}{n} Y_{k+l}\right]\right). \quad (3.4d)$$

捕食者 1 世代の時間を固定すると, 被食者はその間に繁殖回数に依らず, 等しく  $f$  の増殖率をもつことになる. このモデルにおける共存平衡点 ( $X^*$ ,  $Y^*$ ) は次の方程式を満たす,

$$nX^*\{b + a\varepsilon(1 - f^{-1/n} \exp[bX^*])\} = \log f, \quad Y^* = \frac{\varepsilon}{b}(\log f - aY^*) \left(1 - \exp\left[-\frac{aY^*}{n}\right]\right).$$

存在条件は  $n < \varepsilon a \log f / b$  である. (3.4) における共存平衡点とは異なり, この場合は  $X^*$ ,  $Y^*$  ともに  $n$  に依存する. また存在条件も  $n$  に依存し, 捕食者と被食者のタイムスケールの差が十分に大きいと共存できないことがわかる (図 5).

ではなぜ, 隷属原理が成り立つ場合と成り立たない場合が存在するのであろうか. 隷属原理はモデルが不安定性に支配されている系, 例えば Lorenz 系では成り立たない [3]. 我々の方法は一般的に研究されている方法論とは異なるが, 我々のモデルではカオスとなるモデルであっても, 隷属原理が成り立っている. よって隷属原理が成り立つ, 成り立たないの違いは, 本質的には不安定なシステムであるとか, カオスであるとかという違いではなく, どのようなタイムスケールがモデルのどこに関わってくるのかが重要である. 常にタイムスケールの影響がある場合は隷属原理が成り立たず, 基本モデルにタイムスケールを入れた場合には, 捕食者  $Y$  は最後のステップのみタイムスケールの影響がある. よって被食者から捕食者への情報量の多さが重要であり, 每期每期相互に干渉しあっている場合には隷属原理が成り立たない. また早い変数は遅い変数に支配される, ということも本論文からは一概に言えず, 早い変数が遅い変数を支配する, という隷属原理とは逆の結論も得られた.

以上まとめると, 次のような命題となる.

命題 1. モデル (3.1), (3.2), 捕食者間で密度効果が存在するモデル (2.4) に導入したモデルでは, 被食者密度  $X$  は世代数に依り, 捕食密度  $Y$  は世代数に依らず, 隷属原理が成立している. 次にモデル (3.3) では, 被食者密度  $X$  は世代数に依らず, 捕食者密度  $Y$  は世代数に依り, 隷属原理が成立している. またタイムスケールの影響によって共存平衡点は安定となる. さらに (3.4) では, 被食者密度  $X$  は世代数に依り, 捕食者密度  $Y$  は世代数に依り, 隷属原理が成立していない.

## 4 3種系: Cascading 型

今までは2種系のモデルであった. この節では3種系の競争を考える. この3種系モデルは Cascading 型を考える. そこから2種系では考えることができなかった, 間接効果を取り上げ, タイムスケールがどのように個体密度に影響していくのかを考える.

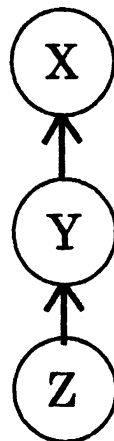


図 6: Cascading 型:  $X$  は食物連鎖で最も下にいる種であり,  $Y$  にのみ捕食される.  $Y$  は食物連鎖で中間に位置する種であり,  $X$  にのみ捕食される, また  $Y$  は  $X$  を捕食する.  $Z$  は食物連鎖で最も上にいる種であり,  $Z$  は  $Y$  を捕食する.

### 4.1 基本モデル

図 6 で表されている関係を Nicholson–Bailey モデルを使用することによって, 基本モデルを構築する<sup>5</sup>.

$$X_{k+1} = f_1 X_k \exp[-aY_k] \quad (4.1a)$$

$$Y_{k+1} = f_2 Y_k \exp[-cZ_k] + \varepsilon_1 X_k (1 - \exp[-aY_k]) \quad (4.1b)$$

$$Z_{k+1} = \varepsilon_2 Y_k (1 - \exp[-cZ_k]) \quad (4.1c)$$

この連立方程式系の考えられる平衡点は最大次の4つである.  $E_{00} = (0, 0, 0)$ ,  $E_{0++} = \left(0, \frac{\log f_2 f_2}{\varepsilon_2 c (f_2 - 1)}, \frac{\log f_2}{c}\right)$ ,  $E_{++0} = \left(\frac{\log f_1 f_1 (f_2 - 1)}{\varepsilon_1 a (f_1 - 1)}, \frac{\log f_1}{a}, 0\right)$ ,  $E_{+++} = (X_1^*, Y_1^*, Z_1^*)$ . また (4.1) 式において, 共存平衡点は局所安

<sup>5</sup>通常 Lotoka–Volterra 型でこの Cascading 型を表すと, 次のようになる [19].

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= (r_1 - a_{11}X - b_{12}Y)X \\ \frac{dY}{dt} &= (-r_2 + b_{21}X - a_{22}Y - b_{23}Z)Y \\ \frac{dZ}{dt} &= (-r_3 + b_{32}Y - a_{33}Z)Z. \end{aligned}$$

ただし  $X$  は被食者密度,  $Y$  と  $Z$  は2種の捕食者密度,  $r_i, a_{ii}, b_{ij}$  などとはすべて非負の定数である. この場合土台となっている種の増殖率が充分大きければ, 捕食者の共存を支えることが分かる.

定ではない。局所共存平衡点が存在する場合を考えるために、密度効果を次のように導入する<sup>6</sup>。

$$X_{k+1} = f_1 X_k \exp[-bX_k] \exp[-aY_k] \quad (4.2a)$$

$$Y_{k+1} = f_2 Y_k \exp[-bY_k] \exp[-cZ_k] + \varepsilon_1 (1 - \exp[-aY_k]) X_k \quad (4.2b)$$

$$Z_{k+1} = \varepsilon_2 Y_k (1 - \exp[-cZ_k]) \exp[-bZ_k] \quad (4.2c)$$

この平衡点は容易には導出できないが、平衡点の数は最大4つと分かる。また共存平衡点の安定性は存在することが分かるが、その範囲を明示的に導出することは実用的ではない。

## 4.2 タイムスケールの導入

次に2種系と同様に3種系の場合にも、タイムスケールを導入する。ただし本稿では簡単化のために、最も下にいる被食者  $X$  のみがタイムスケールが速いとし、 $Y, Z$  は同じタイムスケールであるとする。(4.2)のモデルにタイムスケールを導入すると、次のようになる。

$$X_{k+1} = f_1 X_k \exp[-bX_k] \exp\left[-\frac{a}{n} Y_k\right] \quad (4.3a)$$

⋮

$$X_{k+n} = f_1^n X_k \exp\left[-b \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l}\right] \exp[-aY_k] \quad (4.3b)$$

$$Y_{k+1} = f_2 Y_k \exp[-bY_k] \exp[-cZ_k] + \varepsilon_1 \left(1 - \exp\left[-\frac{a}{n} Y_k\right]\right) \sum_{l=0}^{n-1} X_{k+l} \quad (4.3c)$$

$$Z_{k+1} = \varepsilon_2 Y_k (1 - \exp[-cZ_k]) \exp[-bZ_k] \quad (4.3d)$$

このモデルの平衡点は容易には導出できない。しかし共存平衡点が局所安定となるパラメーターの値は存在する。

## 4.3 間接効果との関連

今まで平衡状態の個体数にタイムスケールの影響がどのように与えるのかを考えてきたが、この節では平衡状態においてどのように個体群密度に与えていくのか、を考えるために間接効果を調べる。つまり食物連鎖の最も下にいる種 ( $X$ ) にプレス摂動 (press perturbation) を入れることによって、食物連鎖の最も上にいる種 ( $Z$ ) にどのような影響を与えるのかを考える。この間接効果を調べるためには、均衡点が局所安定性である必要があった [8]。よってここでは式 (4.3) のモデルを使い、タイムスケールの違いが間接効果に与える影響を考える。

共存平衡点の群集行列 (community matrix) は次のようになるので<sup>7</sup>,

$$A = [a_{ij}] = \begin{pmatrix} \pm\alpha_{11} & \alpha_{12} & 0 \\ -\alpha_{21} & \pm\alpha_{22} & \alpha_{23} \\ 0 & -\alpha_{32} & \pm\alpha_{33} \end{pmatrix}$$

$$\text{ただし } \alpha_{11} = \left| \frac{dX_{k+n}}{dX^*} \right|, \alpha_{12} = \left| \frac{dX_{k+n}}{dY^*} \right|, \alpha_{21} = \left| \frac{dY_{k+n}}{dX^*} \right|, \alpha_{22} = \left| \frac{dY_{k+1}}{dY^*} \right|, \alpha_{23} = \left| \frac{dY_{k+1}}{dZ^*} \right|, \alpha_{32} = \left| \frac{dZ_{k+1}}{dY^*} \right|,$$

<sup>6</sup>密度効果を入れる方法では次のモデルは安定な共存平衡点が導出できる最低限度の複雑さである。

<sup>7</sup>連続時間の Lotka-Volterra 系では次のような群集行列となり、Nicholson-Bailey モデルとは符号が逆になる。このときは固有値がすべて負となり、共存平衡点は局所安定となる。

$$A = [a_{ij}] = \begin{pmatrix} -\alpha_{11} & -\alpha_{12} & 0 \\ \alpha_{21} & -\alpha_{22} & -\alpha_{23} \\ 0 & \alpha_{32} & -\alpha_{33} \end{pmatrix}$$

ただし  $\alpha_{ij}$  はすべて正の数とする。

$$\alpha_{33} = \left| \frac{dZ_{k+1}}{dZ^*} \right| \text{である.}$$

また逆行列の要素は繁雑なので、逆行列の符号のみを記すと、

$$A^{-1} = \frac{1}{|A|} \begin{pmatrix} ? & ? & + \\ ? & ? & ? \\ + & ? & ? \end{pmatrix}$$

となる<sup>8</sup>。ただし「?」は符号が確定しないことを表している。3行3列の行列なので、 $|A|$ は負でなければ共存平衡点は安定とはならない、そのために $\alpha_{11}$ ,  $\alpha_{22}$ ,  $\alpha_{33}$ のどれか1つは負でなければならない。

摂動を加えることによって、どのように個体数に変化するのかを表す指標である、感度行列 (sensitivity matrix) を求める。Yodis [20] から感度行列は次のようになる。

$$S = -A^{-1}$$

よってこの感度行列から符号が確定しているのは、1行3列、3行1列目とのみである。よって  $Z$  が増加すると、 $X$  も増加する。逆に  $X$  が増加すれば、 $Z$  も増加するという関係をしていることが分かる。

また前節の議論からこのモデルも隷属原理を用いると、 $X$  は  $n$  の関数ではない。つまり  $n$  を増加させても  $X$  は増加しない。そのために  $Z$  も増加しない。つまり上にいる個体密度は増加はせず、間接効果を抑制する力が働くということが分かる。以上をまとめると、次のような命題となる。

**命題 2.** Cascading 型モデルにタイムスケールを導入した (4.3) において、隷属原理が成立しているために、世代数を増加させても  $X$  は増加しない。そのために  $Z$  も増加しない。つまり上にいる個体密度は増加はせず、間接効果を抑制する力が働く。

以上によって明示的に共存平衡点が導出できなくとも、局所安定の条件や間接効果、さらには間接効果とタイムスケールとの関係が分かった。

## 5 終りに

以上より Nicholson-Bailey モデルをレビューすることによって、探索過程、密度効果の役割を理解し、さらにはよく数理生物学で使われる Lotka-Volterra モデルとの違いを考え、特に安定性が異なることが分かった。次に Nicholson-Bailey モデルにこのタイムスケールの導入し、その影響を考えた。特に平衡点において個体密度は世代数  $n$  による場合もあれば、ない場合も存在する。その違いは被食者からの情報が捕食者に伝わる情報量の差であることが予測された。また共存平衡点の安定性に与える影響は多くの場合が安定性に影響を与えないが、被食者の増殖率に世代数の効果を入れると、安定性を見出せることが分かった。

最後に3種系のモデル、Cascading 型を構築することによって、タイムスケールがどのように影響を与えていくか、間接効果を考えた。そのために食物連鎖の最も下にいる種 ( $X$ ) にプレス摂動を入れ、食物連鎖の最も上にいる種 ( $X$ ) に与える影響を調べると、隷属原理が成立しているために、世代数を増加させても  $X$  は増加しない。そのために  $Z$  も増加しない。個体密度は増加はせず、間接効果を抑制する力が働くことが分かった。

---

<sup>8</sup>行列  $C = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 \\ b_1 & b_2 & b_3 \\ c_1 & c_2 & c_3 \end{pmatrix}$ ,  $|C| \neq 0$  のとき、逆行列は次のようになる。

$$C^{-1} = \frac{1}{|C|} \begin{pmatrix} b_2c_3 - b_3c_2 & a_3c_2 - a_2c_3 & a_2b_3 - a_3b_2 \\ b_3c_1 - b_1c_3 & a_1c_3 - a_3c_1 & a_3b_1 - a_1b_3 \\ b_1c_2 - b_2c_1 & a_2c_1 - a_1c_2 & a_1b_2 - a_2b_1 \end{pmatrix}$$

詳しくは Grantmacher [2] などの線型代数の教科書を参照のこと。

## 付録

## A (2.3) の平衡点の局所安定性解析

ここでは基本モデル (A) に被食者に密度効果を入れた, (2.3) の共存平衡点  $E_{++}$  について考える. 共存平衡点は次の関係を満たす.

$$X_2^* = \frac{Y_2^*}{\varepsilon(1 - \exp[-aY_2^*])} \quad Y_2^* = \frac{\log f - aY_2^*}{b} \quad (\text{A.1})$$

これらを図示すると図 7 のようになる.

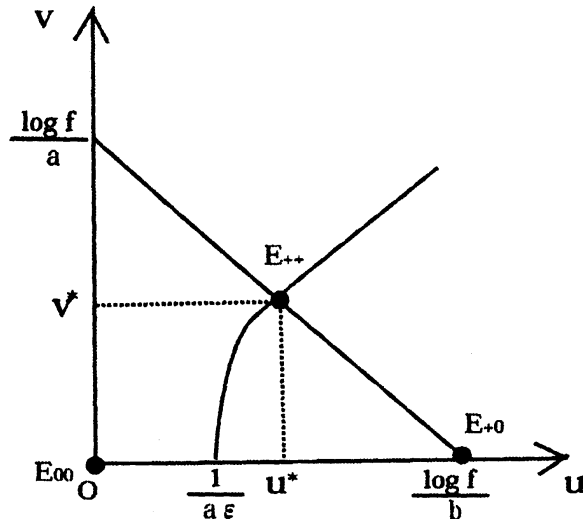


図 7: 黒丸はモデルの (2.3) の平衡点を表している. 曲線と直線はそれぞれ式 (A.1) を表している.

この必要十分条件は関数  $y/\{\varepsilon(1 - \exp[-ay])\} - (\log f - ay)/b$  が  $y > 0$  について次のような性質を持つことから分かる.

$$\begin{aligned} & \frac{d}{dy} \left[ \frac{y}{\varepsilon(1 - \exp[-ay])} - \frac{\log f - ay}{b} \right] \\ &= \frac{1 - (1 + ay) \exp[-ay]}{b(1 - \exp[-ay])^2} + \frac{a}{\mu} > 0 \\ \lim_{y \rightarrow 0} \left[ \frac{y}{\varepsilon(1 - \exp[-ay])} - \frac{\log f - ay}{b} \right] &= \frac{1}{a\varepsilon} - \frac{\log f}{b} \\ \lim_{y \rightarrow \infty} \left[ \frac{y}{\varepsilon(1 - \exp[-ay])} - \frac{\log f - ay}{b} \right] &= \infty \end{aligned}$$

これらのことから式 (A.1) によって与えられる 2 つの曲線は,  $\log f/b > 1/a\varepsilon$  のときに限り  $(x, y)$  平面の第 1 象限で交わることが分かる.

(2.3) の平衡点は  $E_{00} = (0, 0)$ ,  $E_{+0} = (X_1^*, 0)$ ,  $E_{++} = (X_2^*, Y_2^*)$  の 3 つ存在する.

まず平衡点  $(0, 0)$  の局所安定条件を求める.  $(0, 0)$  の Jacobi 行列は,

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} f & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

である. よって  $f < 1$  のとき, 平衡点は局所安定である. 次に  $(X_1^*, 0)$  が局所安定な条件を求める. 平衡点  $(X_1^*, 0)$  の Jacobi 行列は,

$$J(X_1^*, 0) = \begin{pmatrix} 1 - \log f & -\frac{a \log f}{b} \\ 0 & \frac{\varepsilon a \log f}{b} \end{pmatrix}$$

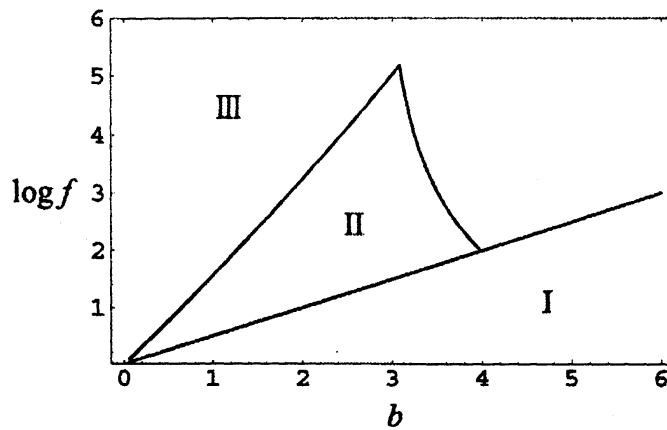


図 8: 共存平衡点  $(X_2^*, Y_2^*)$  の安定性のパラメータ依存. I: 存在しない, II: 局所安定, III: 不安定.  $a = 2$ ,  $\varepsilon = 1$ .

これより  $(X_1^*, 0)$  の存在条件と併せて,  $0 < \log f < 2$  かつ  $0 < \log f < b/(\varepsilon a)$  のとき  $(X_1^*, 0)$  は局所安定であることが分かる.

一方 Schur-Cohn の判定法 [13] を用いて,  $(X_2^*, Y_2^*)$  の局所安定性を調べることができる.  $(X_2^*, Y_2^*)$  の Jacobi 行列は,

$$J(X_2^*, Y_2^*) = \begin{pmatrix} 1 - bX_2^* & -aX_2^* \\ \varepsilon(1 - \exp[-aY_2^*]) & a\varepsilon \exp[-aY_2^*]X_2^* \end{pmatrix}$$

である. 固有値  $\lambda_1$  と  $\lambda_2$  は固有方程式  $P(\lambda) = 0$  を満たす. ただし

$$P(\lambda) = \lambda^2 - (1 - \log f + a\varepsilon X_2^*)\lambda + X_2^*\{a\varepsilon + b\log f - (b + a\varepsilon)bX_2^*\}$$

である. ここで複素数  $z$  に対して次の方程式を考える.

$$P\left(\frac{z+1}{z-1}\right) = 0$$

Schur-Cohn の判定法 [13] より, この方程式を満たす  $z_1$  と  $z_2$  が  $\operatorname{Re}(z_i) < 0$  ( $i = 1, 2$ ) を満たせば,  $(X_2^*, Y_2^*)$  が局所安定である. したがって  $(X_2^*, Y_2^*)$  が局所安定となるための必要十分条件は, 次の 3 つの不等式が全て成り立つことである.

$$\log f + b\log f X_2^* - (b + a\varepsilon)bX_2^{*2} > 0 \quad (\text{A.2a})$$

$$1 - (a\varepsilon + b\log f)X_2^* + (b + a\varepsilon)bX_2^{*2} > 0 \quad (\text{A.2b})$$

$$2 - \log f + (2a\varepsilon + b\log f)X_2^* - (b + a\varepsilon)bX_2^{*2} > 0 \quad (\text{A.2c})$$

これらより  $(X_2^*, Y_2^*)$  の局所安定性を数値的に調べることができる (図 8).

## 参考文献

- [1] Beddington, J.R., Free, C.A., Lawton, J.H.: "Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations," *Nature*, Vol. 255 (May 1, 1975), pp.58-60.
- [2] Grantmacher, F.R.: *The theory of matrices*, Vol.1 and 2. (English trans.), Chelsea: New York, 1959.
- [3] Haken, Hermann: *Synergetics - An Introduction*, 2nd, Springer-Verlag, 1978. 牧島邦夫, 小森尚志 (訳) 「協同現象の数理 - 物理, 生物, 化学的系における自律形成」東海大学出版会, 1980 年.

- [4] Hassell, Michael P. and May, Robert M.: "Stability in Insect Host-Parasite Models," *The Journal of Animal Ecology*, Vol. 42, No. 3 (Oct., 1973), pp. 693-726.
- [5] Hassell, Michael and Rogers, D.J.: "Insect parasite responses in the development of population models," *The Journal of Animal Ecology*, Vol. 41, No. 3. (Oct., 1972), pp. 661-676.
- [6] Hassell, Michael and Varley, G.C.: "New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control," *Nature*, Vol. 223 (September 13, 1969), pp. 1133-1137.
- [7] 東正彦: 「間接効果: 種間関係の複雑さ・柔軟さを生み出す隠された作用 – 相互作用ネットワークの深層構造を探る –」 東正彦, 安部拓哉 編著『地球共生系とは何か』, 1992年, pp.218-237.
- [8] Higashi, Masahiko and Nakajima, Hisao: "Indirect effects in ecological interaction networks I. The chain rule approach," *Mathematical Biosciences*, Vol. 130 (1995), pp. 99-128.
- [9] Holling, C.S.: "Some characteristics of simple types of predation and parasitism," *Canadian Entomologist*, Vol. 91 (1959), pp. 385-398.
- [10] 巖佐庸: 「数理生物学入門」 共立出版, 1998年.
- [11] 吉川満: 「様々な時間の概念が数理モデルに与える影響」 京都大学数理解析研究所講究録, 本書所収.
- [12] Kon, Ryusuke and Takeuchi, Yasuhiro: "The Effect of Evolution on Host-Parasitoid Systems," *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 209 (2001), pp. 287-302.
- [13] Kocic, V.L. and Ladas, G.: *Mathematics and Its Applications: Global Behavior of Nonlinear Difference Equations of Higher Order with Applications*, Kluwer Academic Publishers, Massachusetts, 1993.
- [14] 松田裕之: 「間接効果がもたらす群集の安定性」 佐藤宏明, 山本智子, 安田弘法 編著『群集生態学の現在』, 2001年, pp. 285-298.
- [15] May, Robert, M.: *Theoretical Ecology: principles and applications* (2nd ed.) Sinauer Asso.: Sunderland, Mass, 1981.
- [16] Nicholson, A.J. and Bailey, V.A.: "The balance of animal populations, Part I," *Proceedings of the Zoological Society of London*, Vol. 3 (1935), pp. 551-598.
- [17] Rogers, David.: "Random search and insect population models," *The Journal of Animal Ecology*, Vol. 41, No. 2. (Jun., 1972), pp. 369-383.
- [18] Royama, Tomo-o: "A Comparative Study of Models for Predation and Parasitism," *Researches on Population Ecology*, Vol. 13, Supplement 1 (September, 1971), pp. 1-91.
- [19] 寺本英: 「数理生態学」 朝倉書店, 1997年.
- [20] Yodzis, Peter: "The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments," *Ecology*, Vol. 69, No. 2. (Apr., 1988), pp. 508-515.